V. Murbach und R. Hauser. — Über gestörtes Längenwachstum nach Ausschalten des Subcommissuralorgans bei Larven von *Xenopus laevis*. (Mit 1 Tabelle und 3 Abbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Bern.

Bei allen Wirbeltieren differenziert sich früh in der Embryonalentwicklung im Dach des Zwischenhirns ein kleiner Ependymbezirk, der sekretorisch tätig ist. Er wird als Subcommissuralorgan (SCO) bezeichnet. Das SCO liegt direkt unter der Commissura posterior an der Grenze zum Mittelhirn. Cranial schliesst die Epiphyse an. Die Sekretgranula werden in den 3. Ventrikel abgegeben, wo sie sich durch die Tätigkeit der Cilien zu einem mikroskopisch sichtbaren Faden vereinigen. Dieser wird nach seinem Entdecker Reissnerscher Faden (RF) genannt. Sekretgranula und RF lassen sich mit den für Neurosekret gebräuchlichen Färbemethoden darstellen (z.B. Paraldehydfuchsin, Chromalaun-Hämatoxylin). Chemisch soll es sich um einen Mucopolysaccharid-Protein-Komplex handeln.

Der RF durchzieht mit gleichbleibendem Durchmesser den Zentralkanal des Rückenmarks bis in die Endampulle. Dort löst er sich auf, und das Sekret tritt zwischen den Ependymzellen hindurch ins umliegende Bindegewebe aus, wo es seine Färbbarkeit verliert. Der RF ist also kein statisches Gebilde, sondern ein kontinuierlicher Sekretstrom. Die Morphologie des SCO-RF-Systems ist bis hinunter auf das submikroskopische Niveau bei Vertretern aus allen Wirbeltierklassen gut untersucht. Dagegen ist über seine funktionelle Bedeutung noch kaum etwas sicheres bekannt. Es werden heute im wesentlichen 2 Hypothesen diskutiert, die beide dem SCO-RF-System eine unmittelbar physiologische Aufgabe zuschreiben.

Palkovits und Mitarbeiter (u.a. 1962) möchten im SCO ein endokrines Organ im Dienste des Salz-Wasser-Haushaltes sehen. Sterba und seine Schule (u.a. Hess und Sterba 1973) versuchen eine Vorstellung von Olsson (u.a. 1958), der SCO-RF-Komplex könnte der Liquorentgiftung dienen, experimentell zu stützen. (Zusammenfassende Darstellung über das SCO: Sterba 1968).

Vorläufig noch ohne direkte Beziehung aber nicht im Widerspruch zu einer der beiden genannten Hypothesen stehen jüngere Experimentalbefunde von Hauser (1969, 1972) und Rühle (1971) die von entwicklungsphysiologischer Seite her einen neuen Aspekt zur funktionellen Bedeutung des SCO-RF-Systems eröffnen. Hauser konnte zeigen, dass die Ausschaltung des SCO bei *Xenopus*larven die Schwanzregeneration beeinträchtigt. 15 Tage nach dem operativen

Eingriff zeigten die Larven stark verkrümmte Regenerate. Dieser Defekt wurde vom 6.—7. Tag nach Amputation an (Beginn der Wachstumsphase) allmählich deutlicher sichtbar. RÜHLE (1971) fand ca. 4 Wochen nach Elimination des SCO bei postmetamorphen Rippenmolchen *(Pleurodeles waltli)* charakteristische Deformationen der Wirbelsäule, in Form von Kyphosen und Skoliosen, die sich mit fortschreitendem Längenwachstum verstärkten.

In beiden Fällen wurde ein gleichartiger Entwicklungsprozess, nämlich das geradlinige Längenwachstum der Körperachse gestört. SCO-Ektomie hat also morphogenetische Konsequenzen.

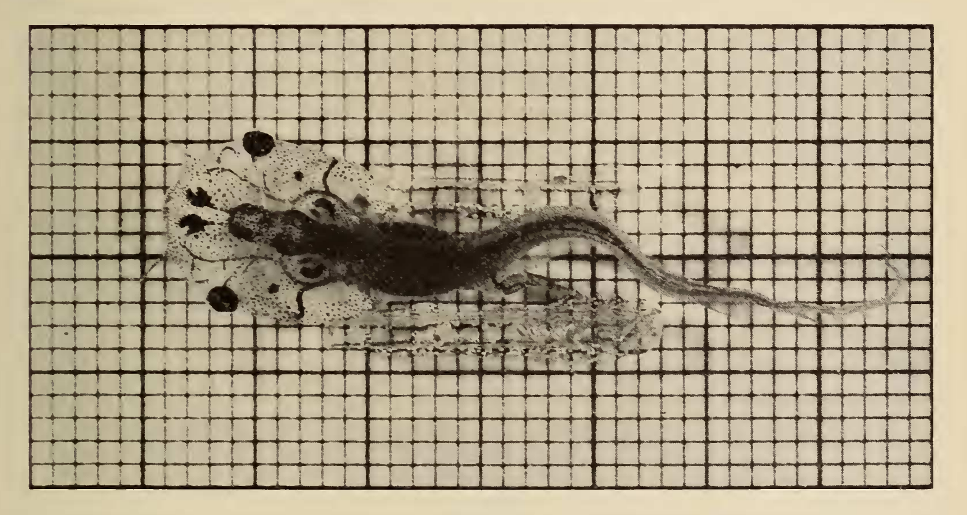


ABB. 1.
Körperverkrümmung bei *Xenopus*-Larve nach experimenteller Ausschaltung des SCO-RF-Systems.

Indessen fällt sofort auch ein bedeutender Unterschied in den Ergbenissen der beiden Autoren auf. Während bei Rühles Rippenmolchen die gesamte Körperachse verkrümmt war, beschränkten sich die Verbiegungen bei Hausers *Xenopus*larven auf das Schwanzregenerat. Ein Vergleich der Versuchsbedingungen ergibt, dass die *Xenopus*larven im Gegensatz zu den Rippenmolchen während der Versuchsdauer nicht gefüttert wurden und daher ausserhalb des Regenerats auch kein Längenwachstum zeigten. Ein Kausalzusammenhang zwischen Längenwachstum und Achsenverbiegung schien daher möglich. Das Bestehen eines solchen Zusammenhangs wurde in den folgenden Versuchen geprüft.

In einem ersten Experiment wurde untersucht, ob SCO-Ektomie im Laufe des Längenwachstums bei gefütterten *Xenopus*larven wirklich zu Verkrümmungen der Körperachse führt. Von insgesamt 40 Tieren (Stadium 50/51; NIEUWKOOP und FABER 1956) wurde bei 20 durch Elektrokoagulation das Zwischenhirndach in der

hinteren Hälfte median oberflächlich zerstört (Operation Zh), wodurch das SCO ausgeschaltet werden sollte (vgl. dazu HAUSER 1972). Als Kontrollen dienten 5 Tiere mit Wundsetzungen im Vorderhirn (Op.Vo), 10 Tiere mit Wundsetzungen im Zwischenhirndach vorne (Op. Zv) und 5 Tiere, die keinen Gehirneingriff erlitten hatten (Ko). Allen Larven wurden dann 7 mm der Schwanzspitze amputiert. Ziel dieser Amputation war es, eine Korrelation zwischen eventuellen Verkrümmungen der gesamten Körperachse und den nach Hauser zu erwartenden Verbiegungen der Regenerate zu finden. Alle Tiere wurden täglich mit einer Nesselpulversuspension gefüttert.

4—7 Tage nach Versuchsbeginn waren bei 13 Tieren die ersten Anzeichen von Verkrümmungen zu beobachten, die bis zum Versuchsende am 15. Tag p. op. bei einem durchschnittlichen Längenwachstum von 15 mm stark zunahmen. Abbildung 1 zeigt ein typisch verkrümmtes Tier. Die Schlussergebnisse der ganzen Versuchsserie sind in der Tabelle zusammengefasst. Alle Tiere mit verkrümmter

		Tiere mit gestreckter Körperachse				Tiere mit verbogener Körperachse			
Operationstyp	Gesamtanzahl	Anzahl	Schwanzregenerat	Histologische Befunde RF	SCO	Anzahl	Schwanzregenerat	Histologische Befunde RF	SCO
Vorderhirn (Vo)	5	5	normal	+	+	0			
Zwischenhirn vorne (Zv)	10	8	normal	+	+	2	verbogen	-	(∓)
Zwischenhirn hinten (Zh)*	20	9	normal	+	+	11	verbogen	-	(∓)
Kontrolle (Ko)	5	5	normal	+	+	0			

*mit dieser Operation wurde die Zerstörung des SCO beabsichtigt!

+ = vorhanden
- = nicht vorhanden
(∓)= ganz od. zum grössten Teil zerstört

Körperachse besassen auch ein verbogenes Schwanzregenerat. Ein solches war bei gerade gewachsenen Larven niemals vorhanden. Die Korrelation war also absolut. Von den 20 Zh-Tieren, bei denen nach Versuchsplan das SCO hätte zerstört sein sollen, zeigten nur 11 Larven Verkrümmungen. Aber auch 2 Zv-Tiere, bei denen keine SCO-Zerstörung beabsichtigt war, waren verkrümmt. Diese nicht erwarteten Fälle fanden in der histologischen Analyse sämtlicher Gerhirne ihre volle Erklärung. Bei den 9 normal gewachsenen Zh-Tieren war das SCO durch die Operation entweder überhaupt nicht oder nur ganz schwach betroffen, und der RF liess sich nachweisen. Bei sämtlichen verkrümmten Tieren, also auch den 2 unerwarteten Zv-Larven, war das SCO ganz oder weitgehend zerstört und der RF

fehlte; d.h. also, dass SCO-Ektomie, die zum Verschwinden des RF führt, mit gestörtem Achsenwachstum absolut korreliert ist, ebenso wie ein aktives SCO mit normalem Achsenwachstum.

In einer zweiten Versuchsserie prüften wir, ob unterschiedliches Längenwachstum die Ausprägungsstärke der Achsenverkrümmungen beeinflusst. Unter-

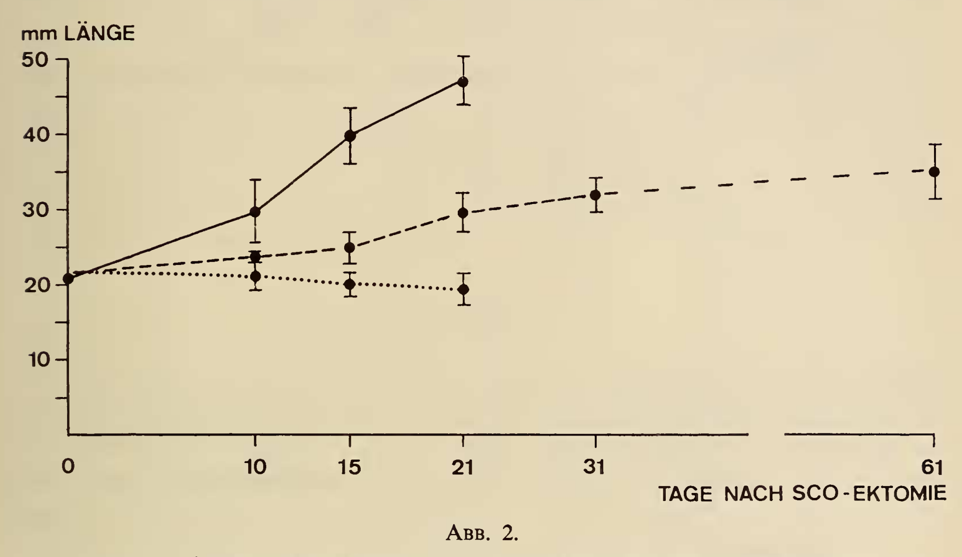


Abb. 2.

Durchschnittliche Gesamtlänge mit Standardabweichung in den 3 unterschiedlich gefütterten Versuchsgruppen (—— = alle Tage einmal gefüttert (v), — — — = alle zwei Tage einmal gefüttert (m), . . . = ungefüttert (o)). Versuch 2.

schiedliches Wachstum suchten wir durch differentielle Futtergabe zu erreichen. 21 Larven vom Stadium 50 wurden SCO-ektomiert und in 3 Gruppen zu je 7 Tieren weitergezüchtet:

1. Gruppe: zweimal täglich gefüttert (v-Tiere = viel Futter)
2. Gruppe: jeden 2. Tag einmal gefüttert (m-Tiere = mässig Futter)
3. Gruppe: ungefüttert (o-Tiere = ohne Futter)

Jede Futtergabe bestand aus einer abgemessenen Menge einer standardisierten Nesselpulversuspension. Alle Tiere wurden ca. wöchentlich photographiert. Nach stark vergrössert projizierten Negativbildern konnte die Körperachse im Strichbild festgehalten (Abb. 3), und auf diesem mit einem Kurvenmesser die Länge bestimmt werden. Abbildung 2 zeigt, dass mit der unterschiedlichen Fütterung tatsächlich ungleiches Längenwachstum erzielt werden konnte.

Die am besten gefütterten Larven wuchsen nicht nur am stärksten, sondern entwickelten sich auch am schnellsten und erreichten bei Metamorphosebeginn eine grössere Gesamtlänge als die mässig gefütterten Tiere. Die ungefütterten

TAGE NACH SCO-EKTOMIE	0	10	15	21	31	61
v-TIER						
m-TIER						
o-TIER						

Abb. 3.

Zeitlicher Ablauf der Achsenverkümmung bei 3 repräsentativen Tieren aus den 3 Versuchsgruppen von Versuch 2.

Larven wuchsen überhaupt nicht oder nur ganz unbedeutend in den ersten Versuchstagen. Sie kamen nicht bis zur Metamorphose. Am 21. Versuchstag starb das erste Hungertier und die restlichen wurden darauf fixiert.

In Abbildung 3 ist anhand je eines repräsentativen Vertreters aus den 3 Versuchsgruppen der Verkrümmungsverlauf illustriert. Bei den gut gefütterten Larven (v-Tiere) setzten die ersten Verbiegungen bereits um den 4. Tag p. op. ein

und verstärkten sich rasch. Vor der Metamorphose zeigten sie ausgeprägtere Verkrümmungen als die mässig gefütterten Tiere. Bei letzteren waren die ersten Anzeichen einer Verbiegung zudem auch später, zwischen dem 7. und 13. Tag p. op., zu beobachten. Die ungefütterten Larven blieben gerade; nur bei zwei Tieren waren Andeutungen einer Verbiegung festzustellen.

Mit diesen Versuchen glauben wir den Nachweis erbracht zu haben, dass SCO-Ektomie nicht nur bei adulten Urodelen sondern auch bei Anurenlarven im Laufe des Längenwachstums Achsenverkrümmungen bewirkt. Neueste eigene Versuche an jungen Elritzen zeigen zudem, dass der gleiche Effekt auch bei Fischen erzielt werden kann. Es scheint also, dass ohne SCO und RF ein geradliniges Auswachsen der Körperachse nicht möglich ist oder positiv gesagt, dass das SCO-RF-System das gestreckte Achsenwachstum mitbestimmt und somit eine morphogenetische Aufgabe erfüllt.

Résumé

L'axe du corps de larves de *Xenopus laevis* D. dont l'organe subcommissural a été détruit par électrocoagulation se courbe graduellement au cours de la croissance. Ceci n'est pas observé sur des sujets qui, privés de nourriture, ne grandissent pas. Conclusions: l'absence de l'organe subcommissural exclut la croissance rectiligne de l'axe du corps.

Summary

The body axis of *Xenopus* larvae in which the subcommissural organ was destroyed by electrocoagulation becomes gradually twisted during growth. This phenomenon was not observed in the starved, non-growing experimental animals. These and other results suggest that the absence of the subcommissural organ and of Reissner's Fibre secreted by it, preclude straight axial growth.

LITERATURVERZEICHNIS

Hauser, R. 1969. Abhängigkeit der normalen Schwanzregeneration bei *Xenopus*-Larven von einem diencephalen Faktor im Zentralkanal. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. —Mech. Org.* 163: 221-247.

Hauser, R. 1972. Morphogenetic Action of the Subcommissural Organ on Tail Regeneration in *Xenopus* larvae. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. — Mech. Org.* 169: 170-184.

Hess, J. und G. Sterba. 1973. Studies concerning the function of the complex Subcommissural Organ — Liquor Fibre: The binding ability of the Liquor Fibre to Pyrocatechin derivatives and its functional aspects. *Brain Research* 58: 303-312.

Olsson, R. 1958. Studies on the subcommissural organ. *Acta Zool.* (Stockholm) 39: 71-102.

Palkovits, M. und I. P. Földvari. 1962. Untersuchungen über die zentrale Regulation des Salz — und Wasserhaushalts. *Acta Physiol. Hung. Suppl.* 20.

Rühle, H.-J. 1971. Anomalien im Wachstum der Achsenorgane nach experimenteller Ausschaltung des Komplexes Subcommissuralorgan-Reissnerscher Faden. Untersuchungen am Rippenmolch (*Pleurodeles waltli* Michah). *Acta Zool.* 52: 23-68.

Sterba, G. 1968. Morphologie und Funktion des Subkommissuralorgans. In: *Zirkumventrikuläre Organe und Liquor. Symp. Schloss Reinhardsbrunn.* 17-27.

Ernst Sutter. — Längenverhältnisse der juvenilen Handschwingen bei europäischen und indomalaiischen Spechten (Picidae).

(Mit 14 Abbildungen)

Naturhistorisches Museum Basel.

Die Nestlinge vieler Spechte zeigen eine eigenartig modifizierte Flügelbefiederung, indem eine, zwei oder mehrere proximale Handschwingen vorzeitig verhornen und rudimentär bleiben (Heinroth 1916, Chapin 1921, Sibley 1957, Stresemann 1966, Ruge 1969). Das hängt mit der ungewöhnlich früh einsetzenden Jugendmauser zusammen. Sie beginnt bei den paläarktischen Arten meist kurz vor Verlassen der Bruthöhle, so beim Buntspecht *Dendrocopos major* mit einer Nestlingszeit von 22 Tagen um den 20. Tag. Als erste Jugendfedern fallen die verkürzten Schwingen H 1a und 2a [1] aus; der übrige Flügel ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgewachsen. In der Jugendmauser werden die zehn Handschwingen, die meisten Flügeldecken, der Schwanz (der ebenfalls verkürzte Juvenilfedern aufweisen kann) und das Körpergefieder erneuert, nicht hingegen die Armschwingen und die Grossen Handdecken. Die letzte neue Schwungfeder erscheint bei *Jynx* im Alter von rund 70 Tagen, bei *Picoides* mit etwa drei und bei *Dendrocopos* mit etwa vier Monaten.

Besonders ausgeprägt ist die Reduktion der inneren Handschwingen bei den Spechten winterkalter Gebiete, wo die für den Federwechsel verfügbare Zeitspanne begrenzt ist und zu beschleunigter Mauser nötigt (Stresemann 1966). Zur näheren Prüfung solcher Beziehungen wurden anhand von Balgserien die Läng-

---

[1] H = Handschwinge, beziffert von innen nach aussen mit 1 bis 10; a = erste (juvenile) Federgeneration; b = zweite, dem Adultzustand entsprechende Federgeneration.